

# A FOLYÓVÍZI TÁRSULÁSOK MOZAIK ELVÉNEK ÉRTELMEZÉSE ÉS AZ ÖKOLÓGIAI NICHE

*Írta: DR. KISS OTTÓ*

(Közlésre érkezett: 1978. december 18.)

## *Bevezetés*

A folyóvizek limnológiai zónáinak tanulmányozásához nyújt segítséget a „mosaic pattern” társulási elv (MARLIER 1951, MACAN 1961, KENDEIGH 1961, OLÁH 1967, VARGA 1966), melynek alkalmazásával az egyes zónák finomabb szerkezetét is megismerhetjük. A patakvizek életközösségének elemzése és tagolása kezdetben a nagy mozgásképességű és térigényű állatok elterjedési viszonyainak kutatásán alapult. Ennek eredménye volt az az extenzív szemlélet, amely a folyóvizeket longitudinálisan szintájakra osztotta, és ezzel a folyóvizet benépesítő állatvilág olyan megjelölésére nyílt lehetőség, ami pl. az ismert halrégiónak megkülönböztetésében jutott kifejezésre (Salmonida-, Cyprinida-stb. régió). Ezt az extenzív szemléletet alkalmazták a rovarlárvák társulási viszonyainak a meghatározására is.

A Trichopterák ökológiai igényeinek meghatározása alapján került sor a különböző folyóvizek jellemzésére és tagolására (MARTYNOV 1929., LEPNYEVA 1949., GOLÚSKINA 1962.). A folyóvizekben élő rovarok ökológiai osztályozásának egyik legérdekesebb vizsgálatát LEPNYEVA végezte, amely egy szibériai medence, a Jenyiszej Trichopterái alapján készült. Szerinte „az erős sodrású vizeket kedvelő Trichopterák megoszlása a folyókban nem az ökológiai csoportokban való megoszlásban tükröződik, hanem az ökológiai spektrumban, ahol a különböző típusú folyóvizekhez kötődő fajcsoportokat fokozatosan felváltják a szélesebb ökológiai spektrummal bíró csoportok”. A folyóvizek tegzes-lárvái között kevesebb azoknak a fajoknak a száma, amelyek behatolnak az állóvizekbe is.

A himarobiont tegzesek csoportja, amelyet MARTYNOV értekezése megjelölt, LEPNYEVA szerint két alcsoportra osztható: az egyik a tulajdonképpeni „himabiontok”, amelyek „szűk tűréshatárú”, specializálódott fajcsoportok, alkalmazkodtak a magas hegy-ségek patakjaihoz, a másik a „ritrobiontok”, melyek a változó tengerszint feletti magasságokhoz alkalmazkodó kis patakok, csermelyek lakói.

A MARTYNOV szerinti „tahipotamobiont” tegzesek csoportja szűkebb elterjedést mutat. A „potamobiontok” ökológiailag élesen körülhatárolt csoportot képviselnek, amelyeket specifikus vonások egyesítenek; egybeesnek a síksági folyókban található Trichopterákkal.

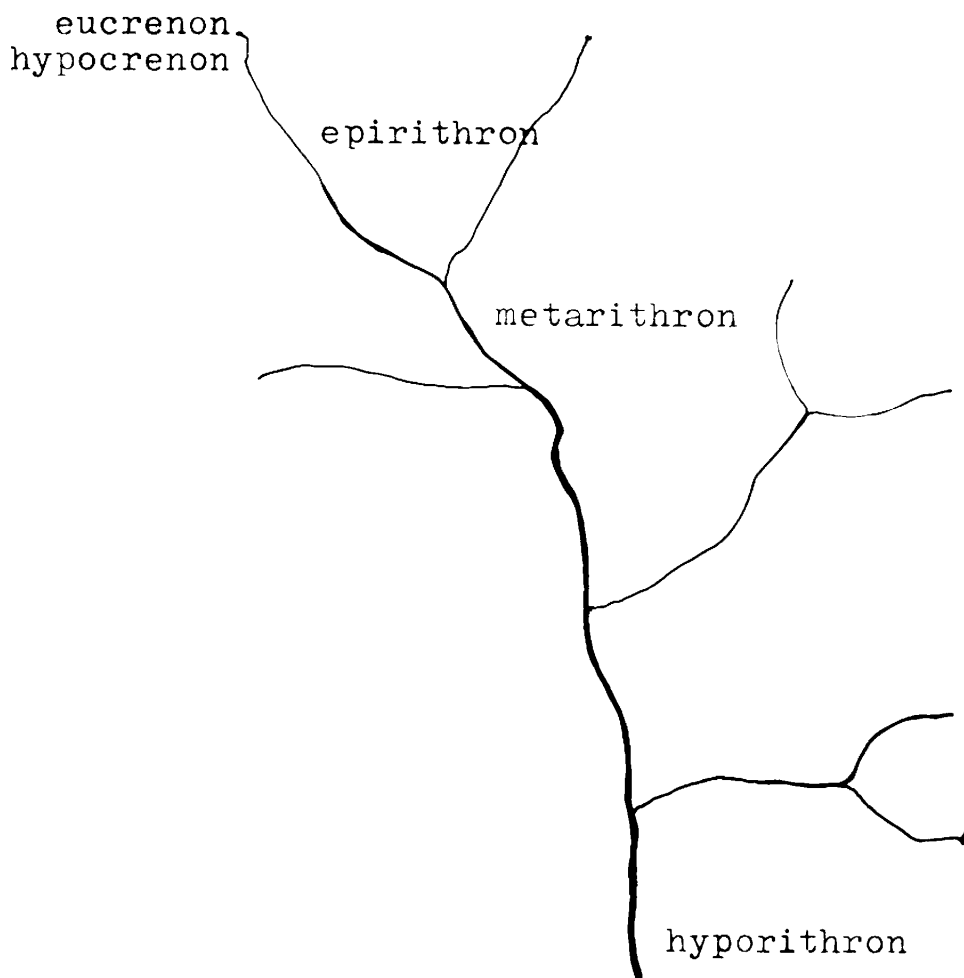
A folyóvizeket kategóriákba sorolta LEPNYEVA (1949): 1. kis hegyi források és csermelyek, 2. az előhegyek patakjai, folyói, 3. a bővizű síksági folyók. Szibéria folyóvízi Trichopteráinak ökológiai osztályozásával MARTYNOV, LEPNYEVA és GOLÚSKINA

kidolgozták a legátfogóbb rendszert a Trichoptera-együttesek folyóvízi szakaszonként és víztípusonként való tagolására.

BOTOSANEANU (1959) a tipizálás extenzív szemléletét megtartva (vizsgálati területe a Bánát sebesen folyó vizeiben élő Trichoptera-együttesek), a terület kisebb dimenziói miatt új ökológiai kategóriák egész sorát vezette be (hymarobiontes, hymarophiles, tachirhytrobiontes, tachirhytrophiles, cronomocrenobiontes stb.).

Extenzív jellegűek azok a biocönológiai osztályozások is (THIENEMANN 1912; CARPENTER 1928), amelyek a folyóvíz bentosztírulásait az uralkodó halfajokkal hozzák kapcsolatba. A halak, rovarok folyóvízi elterjedéséből a patakok általános longitudinális felosztása fedésbe hozható (ILLIES, 1952, 1955, 1961; DITTMAR, 1955; SCHMITZ, 1957).

A MARTYNOV, LEPNYEVA és BOTOSANEANU által alkalmazott ökológiai kategóriák az ökológiai tényezők (vízsebesség, vízmennyiség, hőmérséklet, a víz  $O_2$ -tartalma) felhasználásán alapult. Így egy bizonyos folyóvizekben a megfelelő ökológiai típus dominál, de ez nem jelenti más típusok előfordulásának hiányát (v. ö. LEPNYEVA 1949; BOTOSANEANU 1957).



1. ábra: A folyóvizek longitudinális tagolódása  
ILLIES és BOTOSANEANU szerint (1963)

SCHMID, (1955) és ROSS (1956) szerint a hideg vizű biotópoknak fontos szerep jut a Trichopterák evolúciójában, valamint a recens formák elterjedésében. ILLIES (1961, 1964) átfogó szintézise alapján minden folyó – függetlenül a geográfiai viszonyoktól – két nagy biocönózisra oszlik: a *rhithronra* és a *potamonra*. Ezekben a biocönózisok, a taxonómiai különbségek ellenére ökológiailag hasonlóak. A további osztályozásnak úgy kell történni, mint a tó ökorendszer (hypo-, meta- és epilimnion) esetében szokásos. A közép-európai viszonyokra a régi és az új megnevezések következő egyeztetése adódik (1. ábra):

epirhithron = a Salmonida-régió felső folyása, felső pisztrángos-régió;  
 metarhithron = a Salmonida-régió középső folyása, alsó pisztrángos régió;  
 hyporhithron = a Salmonida-régió alsó folyása, pérhal-régió;  
 epipotamon = a Cyprinida-régió felső folyása, márna-régió;  
 metapotamon = a Cyprinida-régió alsó folyása, dévérkeszeg-régió;  
 hypopotamon = Durbincs-régió.

Az igazi rhithrobentosz-fajok hidegtűrők, hőmérsékleti ingadozásokra érzékenyek, áramlásban élők és sok oxigént igénylők. A potamobentosz tagjai eurythermek, fellépésük a folyókban nem jelenti ennek feltétlen kedvelését, hanem csak tágabb ökológiai valentájuk kifejezésére szolgál, amelyek optimuma tulajdonképpen az állóvizekben van.

A rhithron és a potamon jó példák az egész földet összekötő izocönózisokra (BALOGH, 1958). Így lehet pl. megállapítani (MILNE, 1939; ROSS, 1956), hogy a Trichopterák törzsféjlődésileg, származástaniilag is két különböző csoportra oszlanak, miközben a primitív csoportok között szinte minden faj „cool adapted”, hideg vízhez alkalmazkodott, míg a specializált csoportok alkotják a „warm adapted”, meleg vízhez alkalmazkodottak seregét. A Rhyacophilidák hideg stenothermek, tehát elterjedési területükön mindenütt a rhithrobentosz tagjai. Ezzel szemben a kifejezetten eurytherm (warm adapted) csoportok a potamobentoszban (pl. Chimarra) vagy a limnobentoszban (pl. Phryganeidák) élnek.

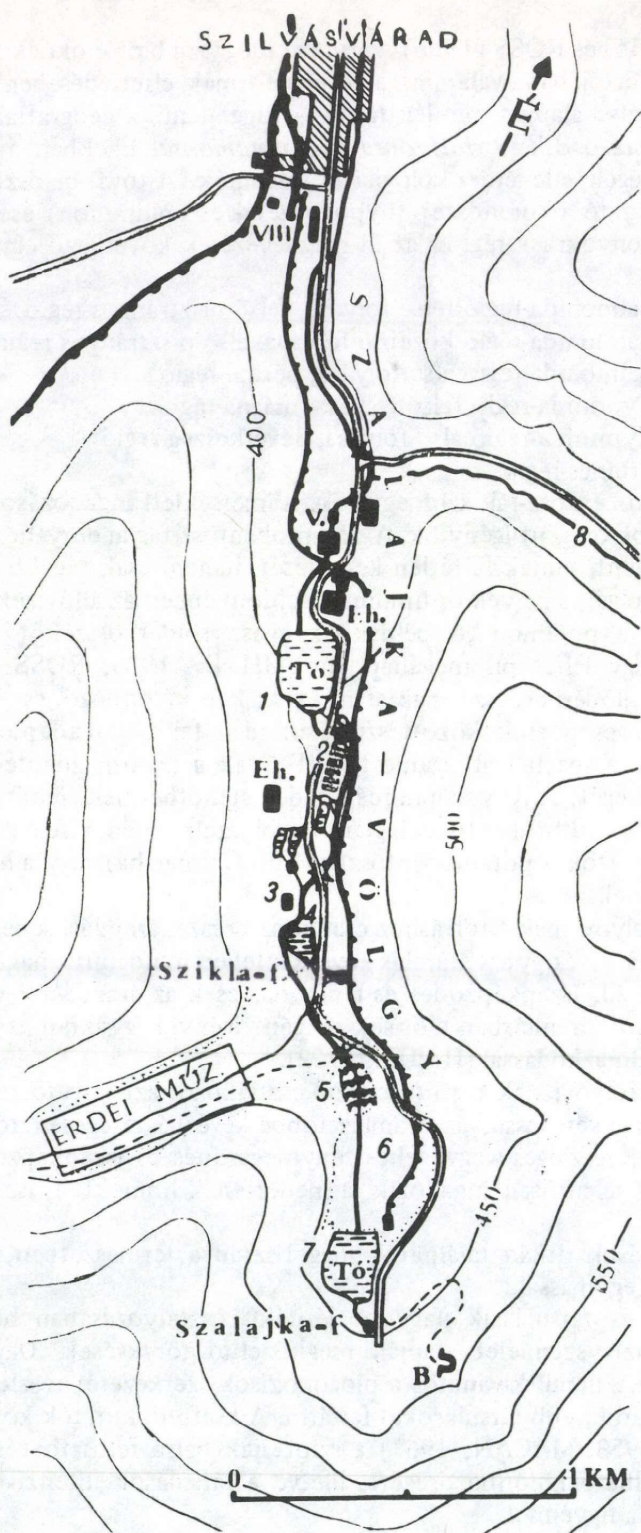
A *rhithron* a folyóvíznek a forráshoz csatlakozó része, áramlási sebessége nagy, a víz O<sub>2</sub> telítettsége a kavargó és gyors áramlás következtében mindenütt magas fokú, a meder alja szilárd kőzetből áll, iszapképződés és lerakódás csak az áramlástól védett öblökben van. A fauna hidegtűrő, áramlásban élő, sok oxigént igénylő, gyakran az áramláshoz való erős morfológiai alkalmazkodással (ILLIES, 1962).

A *potamon* a folyóvíznek a rhithronhoz csatlakozó, azt követő része, az áramlási sebessége a meder fenekén lassú, az áramlás többé-kevésbé rétegesen történik. A mélységben oxigéndeficit, részleges vagy teljes fénymegszűnés és iszapképződés van. A vízhozam évszakonként jelentősen ingadozik, a mederfenék homokból, iszaptól, kavicsból áll (ILLIES, 1962).

Ezek a felosztások ritkán találhatók meg tisztán a természetben, mindig átmenetekkel kapcsolódnak egymással.

A folyóvizek és társulásaik nagyobb léptékű osztályozásában helyesek az ökoszisztémát az extenzív szemlélet alapján megközelítő törekvések. Ugyanakkor intenzívebb vizsgálattal feltétlenül kívánatos a biocönózisok szerkezetét részleteiben is megismerni és az előforduló kisebb társulásokat feltárni. A külföldi kutatók közül (MARLIER, 1951; BADCOCK, 1953; MACAN, 1961) a szinttájak belső feloszthatóságára, az eltérő biotópok jól definiálható különbözőségére, illetve a társulások intenzívebb megközelíthetőségére hívják fel a figyelmet.

KAMLER és RIEDEL (1960) a folyóvizek faunáját befolyásoló tényezők közül több szerzőre hivatkozva (POPOVICI–BOZNASANU, 1928; AVEL, 1932; VERRIER, 1948, 1954; DORIER és VAILLANT, 1948, 1954) kiemelik az áramlás domináns szerepét.



2. ábra: A Szalajka-völgy hidrográfiai áttekintő vázlata.

Vm = Vasúti megálló, V = Vízművek, Eh = Erdészház, B = Istállóskői barlang,

1. Alsó nagy tó, 2. Pisztrángtenyésztő telep, 3. Pisztrángkeltető ház, 4. Kis-tó, 5. Mésztufalépcsők, 6. Szalajka-rét, 7. Felső-nagy tó, 8. Tófalú-völgyi patak

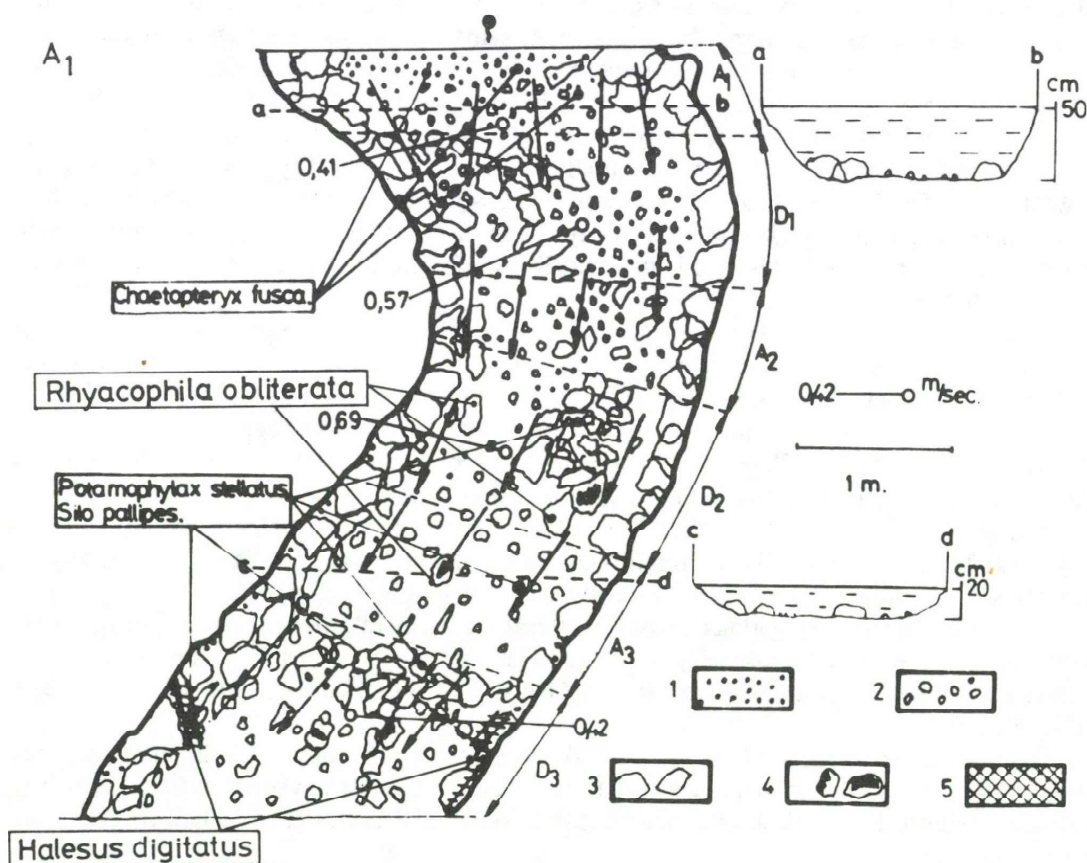


DESPAX (1927) leírja többek között, hogyan növekszik a hőmérséklet a forrástól való távolsággal, hogyan változik a meder formája, áramlássebessége és milyen ezeknek a tényezőknek a hatása a hegyi folyóvizek faunájára. BEYER (1932) egyike azon szerzőknek, aki megpróbálja a folyóvízi faunát a folyóvíz medrének jellegével és olyan tényezőkkel kapcsolatba hozni, mint a fény, a vízáramlás-sebesség. DUDZIAK (1956) a következő folyóvízi faunára ható tényezőkre hívja fel a figyelmet: fény, hőmérséklet, víztömeg, pH, táplálékhiány vagy táplálékhiány. Állítása szerint a köves meder nincs hatással a faunára!

Ugyanakkor a kutatók nagy többsége (PERCIVAL és WHITEHEAD, 1929; BERG, 1948; MIKULSKI, 1950; STARMACK, 1956; SCOTT, 1958; MACKERETH, 1957, 1960) a folyóvízi fauna kialakulását meghatározó tényezők közül az áramlásnak és a szubsztrátumnak tulajdonít döntő szerepet.

A folyóvízzel kapcsolatos biológiai problémák megoldását az áramlástani jelenségek hidrobiológiai felhasználása segítette elő (v. ö. AMBÜHL, 1959; TÓTH, 1962). A rheophil és rheosten fogalmak kapcsolatára mutat a PRANDTL-féle határréteg értelmezése (AMBÜHL, 1959, 1961). A STEINMANN-féle elv felülvizsgálását eredményezte a REYNOLDS-szám bevezetése (lamináris, turbulens folyadékmozgás).

NIELSEN (1950, a, b), PHILLIPSON (1954), AMBÜHL (1959, 1961) vizsgálatai kiemelik az áramló víz respirációs értékeinek („respiratory value”) jelentőségét a folyóvizek állatainak légzésében.



3. ábra: Felső-Szalajka forrásról készült szelvény.  
Szubsztrátmozaikok: 1. Homok, 2. Kisebb kő és kavics.  
3. Nagyobb kövek, 4. Moharéteg, 5. Detritusz

A patak egy kisebb szakaszán a megközelíthetőleg homogén kémiai és hőmérsékleti viszonyokon belül lényeges differenciáló hatása van a vízsebesség feltűnő változásainak, hangsúlyozva ennek szubsztrátumformáló tulajdonságát. Az irodalomban eltérőek a vélemények a fentiekkel kapcsolatban. MARLIER (1951) a társulások mozaikszerű megjelenésére hívja fel a figyelmet. SOWA (1965) vitatja a mozaikokat benépesítő állat- és növényegyüttesek társulásjellegét. A biotópoknak csak a strukturális részéről beszélnek és csak a feltűnő kvantitatív különbségeket állapítják meg (AMBÜHL, 1959; JAAG és AMBÜHL 1962) az úgynevezett harmadrendű biotópok (DITTMAR, 1955) népessége között.

Ezek a megállapítások nem helytállóak, mert a szubsztrátmozaikok nemcsak statikus, strukturális elemeknek tekinthetők, nemcsak a biotóp tér részeinek, hanem dinamikus egységeknek is, amelyek betöltéséért a hasonló niche-ű populációk kompetícióban is állnak egymással.

A mozaikokra való tagolás mindig a különböző niche-ű populációk vagy populációcsoportok szétválásával (niche-segregation, KENDEIGH, 1961) jár együtt, amely a mozaikalkotás dinamikus, kompetitív jellegét igazolja.

A mozaikok olyan elemi közösségek (v. ö. VARGA, 1966), amelyekben a társulás statikus (téritöltő) és dinamikus (funkcionális niche kitöltő) elemei dialektikus egységben szemlélhetők. A társulássá szerveződés nem egyetlen szinten megy végbe, hanem egy alacsonyabb szinten (elemi közösség), ahol hasonló niche-populációk kompetitív együttese alakulnak ki és egy magasabb, ökosystem szinten, amikor az egyes patakszakaszok már „kiegyénült” fajegyüttessel és anyagforgalmi ciklussal rendelkeznek. Tehát az elemi közösségek alapvetően dinamikus (niche kitöltő) kompetitív jellegűek (OLÁH, 1967).

A folyóvíz munkaképességét a sebessége és a víz mennyisége szabja meg, amely egyben meghatározója a szubsztrátummal jellemezhető struktúrák kialakulásának is. KAMLER és RIEDEL (1960) a vízsebesség elsődleges szerepét hangsúlyozza, ugyanakkor figyelembe kell venni a vízsebességnek egy meghatározott mederszakaszon belüli változását is, azaz a növekedés és csökkenés szabályos váltakozását, amelyet a következő ábra is szemléltet (4. ábra).

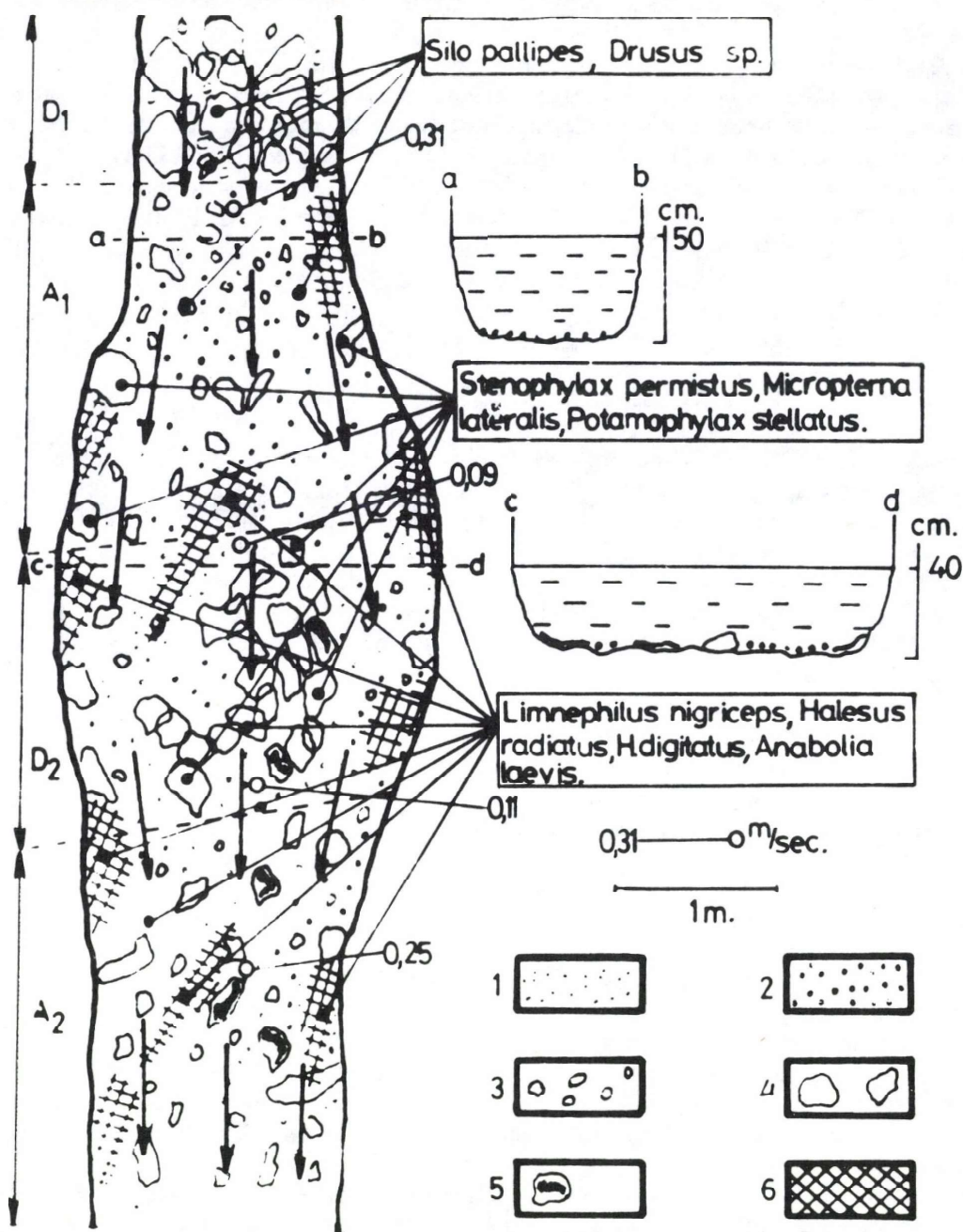
KALINSKE (cit. KÁDÁR, 1960) szerint a vízsebesség kilengései az aljzat közelében a legnagyobbak és ez a jellegzetesség a patak elemi bentosz-társulásainak statikus (téritöltő) jellegét formáló szubsztrát struktúra kialakulásában is szerepet játszik.

A többféle szubsztrátum mozaikos megjelenése és az ezeket benépesítő együttesek bonyolult, felaprózott jelleget adnak a pataki biocönózisnak. Ha a vízsebesség ritmikus egymásutánosságát, mint alapvető rendező elvet tekintjük, akkor ez a hasonló szubsztrátumú mozaikok és az ezeket kitöltő együttesek ritmikus egymásutánosságát eredményezi, ugyanakkor az elemi közösség dinamikus jellegét figyelembe véve, a mozaikok izolált együtteseit hasonló niche-ű kompetitív egységgé kapcsolja össze.

Ennek alapján egy patakszakasz társulását úgy kell tekinteni, mint a „mosaic pattern” térszerkezetű elemi közösségek ritmikus láncolatainak bonyolult, állandóan változó összekapcsolódását egy sajátos együttessel és anyagforgalmi ciklussal rendelkező egységgé (OLÁH, 1967).

A mozaikstruktúrák térbeli határának a vízsebesség-ingadozását kell tekinteni, melyek térben és időben dinamikusán változó jellege, valamint a vízmennyiség időnkénti változása jelenti a mozaikok és mozaikhatárok képződésének és eltűnésének folytonosan mozgó rendszerét.

Az elemi közösségek kompetitív értelmezése feltételezi az elemi társuláshatárok niche-szintű elkülönítését, de figyelembe kell venni egyrészt az egyes populációk közösségben betöltött szerepét, másrészt a populációk egymást időben követő fejlődési stá-



4. ábra: A Szalajka-patakszakasz lenitikus részéről készült szelvény a forrástól kb. 500 m-re.

Szubsztrátmozaikok:

1. Iszap, 2. Homok, 3. Kisebb kő és kavics,  
4. Nagyobb kövek, 5. Moharéteg, 6. Detritusz

diumainak (szemaforontjainak) változását is (pl. fiatal és kifejlett *Rhyacophila* vagy *Hydropsyche* lárvák).

A vízmennyiség időszakos változásai (őszi, tavaszi áradások) döntően meghatározzák az egyébként is állandóan mozgásban levő mozaikrendszert. A megáradt patak víztömege mozgásba hozza a kis víz idején kialakult mozdulatlan hordalékot, apadáskor pedig kőzátonyokat alakít ki, melyet a kisvízi sebességmaximum erodálhat, illetve a sebességminimum bizonyos mértékig hordalékkal befedhet. Ez a folyamat az irodalomból is jól ismert (MACAN, 1961; SOWA, 1965) köves biotóp kialakulását teszi lehetővé, melyek közül az egyik az erős áramlásnak kitett lazán álló kövek, melyeken az állatok a kövek alsó és felső oldalán telepednek meg (*Rhyacophila*, *Silo*, *Plectrocnemia* lárvák), a másik a többé-kevésbé lenitikus területek fixált kövei, ahol az állatok csak a kövek felületén települhetnek meg *Hydropsyche*, *Halesus*, *Limnephilus* lárvák.

#### *A patakszakaszok színökológiai helyzete*

THIENEMANN (1912) megpróbálja a patakokat biotópokra beosztani. Általában lótikus és lenitikus régiókat különböztet meg. A lótikus fauna tagolására — a jellegzetes patakbiocönózis tagolása esetében — a fajok szubsztrátumait használják fel (NIETZKE is, 1937). Ily módon a biotópoknál „kőfaunát” és „mohafaunát” különböztetnek meg.

A későbbi dolgozatok bizonyították, hogy a „mohafauna” a növényi szubsztrátum hiányzása esetében csaknem zártan átvált a „kőfauna” biotópjába. Specifikus szubsztrátummá, tehát létfeltétellé a moha nyilván csak nagyon kevés táplálkozási és szubsztrátum-specialista lárva számára lesz alkalmas (THIENEMANN, 1950).

#### *A forrásrégió és a patakszakaszok szubsztrátmozaik típusai*

A mintavételi helyeken (Szalajka-patakrendszer) a patakmederben mért vízsebességi adatok meggyőzően bizonyítják, hogy a lassúbb és gyorsabb folyású szakaszok, mozaikok szabályosan váltakoznak. Ott, ahol kisebb a víz sebessége a mederszakaszokban a gyorsabb áramlású denudációs szakaszokhoz viszonyítva, akkumulációs jellegű területek alakulnak ki. Ha egy ritmus akkumulációs szakasza valamilyen oknál fogva (pl. a meder alakja) nincs kifejlődve, maradványait vagy épülő részeit megtalálhatjuk. A sebességminimumok a medertágulattal egybeesnek, a vízmélység többszörösen felülmúlhatja a sebességmaximumok nagyobb kövek által feldarabolt szakaszainak vízmélységét. A sebességmaximum a mederszűkülettel esik egybe, majd az ezt követő akkumulációs szakaszt pedig medertágulat jellemzi. A vízsebesség ritmusos ingadozásából következik, hogy a jellemző szubsztrátmozaikok is szabályosan ismétlődő elrendeződést mutatnak. A Bükk hegységi patakok forrásrégiójában és az egyes patakszakaszokban a következő szubsztrátmozaikok alakulnak ki:

1. *nagyobb köves* („large stone”); amelyek 5–20 cm hosszúságúak, a medert a kisebb-nagyobb vízesés, a 0,3 m/sec-nál nagyobb áramlási sebesség jellemzi,
2. *kisebb köves* (2–5 cm hosszú) és *kavicsos* (1–2 cm hosszú) („small stone and gravel”); 0,3–0,6 m/sec vízsebességgel, mikrovízesések nélkül,
3. *homok* („sand”), amelyhez kavics, kisebb-nagyobb kövek, detritusz és iszap felhalmozódás is járulhat,
4. *iszap* („slime”),
5. *detritusz* („detritus”),
6. *moha* („moss”), nagyobb kövek felületén, különböző vastagságú (1–6 cm), mely a felette folyó vízáramlás sebességétől is függ; minél nagyobb a vízáramlás, annál vastagabb a moharéteg,



7. *alga* („algae”), a mikrovízesések peremén algapamacsok, a kövek felületén vékonyabb-vastagabb algabevonat van.

A nagyobb köves mozaikok vízeséseit üstszerűen kivájt akkumulációs szakaszok követik. Az üstökben kialakuló „stagnant pool”-okban is előfordulnak homokba, iszapba ágyazott kövek. Ennek oka a sebesség-ingadozások ritmikus változása, melyet a meder állandó alakulása, illetve a vízszint ingadozása (pl. áradás tavasszal, ősszel) okoz. Ezek a jelenségek folyamatosan és évszakonként bekövetkeznek, bizonyítva, hogy a mozaikrendszerre a térbeli megjelenés állandó változása a jellemző. Ez az állandó változás a mozaikrendszer átalakuló, épülő vagy pusztuló fázisát jelzi.

A túlnyomórészt homokos mozaikok rendelkeznek a legváltozatosabb szubsztráttal, mivel a homok mellett gyakran kavics és kisebb-nagyobb kő is előfordulhat. Ennek oka, hogy az akkumuláció pl. a vízszintingadozás következtében korábban sebességmaximummal rendelkező denudációs területen alakult ki. Ezekben a patakszakaszokon kisebb mennyiségben detritusz- és iszapfelhalmozódás is található.

A lenitikus patakszakaszok medrében a kavics, homok, detritusz, a széleken iszap, elszórtan nagyobb kövek találhatók. A víz itt csak felületi áramlásban van, esetleg gyengén hullámszik, ez teszi lehetővé a finom szerves anyagoknak, hogy lerakódjanak. Mivel a detritusz a legkönnyebb, az rakódik le legtávolabb az áramlástól és a kavics rakódik le legközelebb, mivel ez a legnehezebb.

A mohás szubsztrátum található a nagyobb kövek felületén. DORIER és VAILLANT (1954) megfigyelte, hogy a tömött vastag mohában az áramlássebesség majdnem 0 m/sec-ig csökken. Sajátos fauna népesíti be a vízzel fröcskölt mohával borított „bryomadicol” zónát („zone bryomadicole”).

A csurgóra ökológiai tekintetben jellemző: a függőlegesen lezúduló víz erős elsodró ereje, az algapamacsok, a mohabevonat, a fokozott mészkiválás és a sziklás, mésztufás aljzat, melyet sajátos fauna népesít be. F. VAILLANT (1956) a csurgók állatvilágát „madicol” fauna („la faune madicole”) névvel különíti el a folyóvizek „fluicol” faunájától („la faune fluicole”). A madicol faunán belül az aljzattól függően elhatárolja a laza aljzatú (pl. föld) „limi madicol” zóna faunáját („zone limimadicole”), továbbá a nagyobb-részt sziklás aljzatú, szabálytalan kiugrásokkal, repedésekkel tagolt „petrimadicol” zóna („zone petrimadicole”) faunáját (cit. SZABÓ J. és mtsai, 1971).

A patakszakaszoknál a lotikus jellegű biotópot a lithorheotaktikus (SHELFORD, 1915, p. 4.) és a bryofluicol (F. VAILLANT, 1956. p. 5.) életmódhoz alkalmazkodott fajok képviselik (5., 6. ábra).

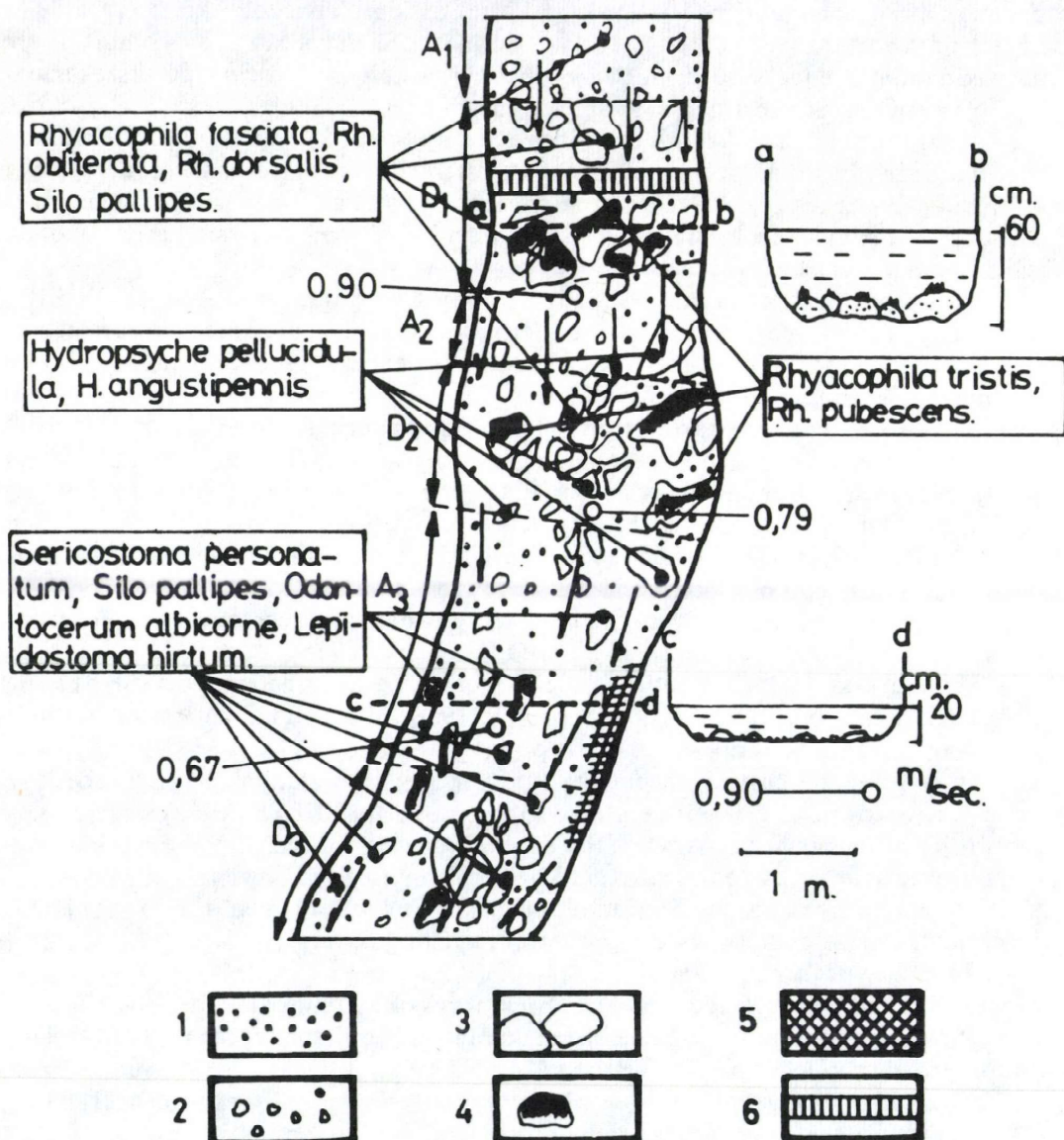
A szelvények csak megközelítőleg tükrözik a helyes arányokat (pl. a sebességváltozások ritmusának az értékeit nem tükrözik pontosan). FEKETE (1962) szerint a sebességváltozás ritmusának a hossza a vízbősséggel egyenesen arányos. Így a mozaikképződés különbözősége az egyes patakszakaszok között mennyiségi, de ugyanakkor minőségi változást is eredményez; vagyis a „distinct stagnant pool”-ok hiányát a felső szakaszon és ennek kialakulását csak az alsóbb szakaszon figyelhetjük meg (pl. a Szalajka-patakrendszer a Bükk-hegységben; 2. ábra).

A Bükk-hegység területén reokrén karsztforrások és limnokrén források találhatók. Vizsgálataim szerint, melyet a Szalajka-patakrendszer területén végeztem (1974–1976), a forrásfolyóban (Quellrinale, THIENEMANN, 1925; EIDEL, 1933; „spring creeks” RICKER, 1934) lényegesen több karakterfaj fordult elő, mint a forrásmedencében (3., 4. ábra). Indokolt tehát a viszonylag stabil vízhőmérsékleti viszonyokkal rendelkező forrás-területet az azt benépesítő Trichoptera együttesek alapján két zónára: *eucrenonra* és *hypocrenonra* (ILLIES et BOTOSANEANU, 1963) elkülöníteni (1. ábra).

1. Az *eucrenon* zóna közvetlenül a forrásmedert, vagy a forrásfolyónak a forrástól számított 20–50 m-es szakaszát jelenti.

2. A *hypocrenon* zóna a forráslefolyónak az eucrenontól számított több száz métert is magába foglaló szakasza.

A patakszakaszok (pl. az epirhithron, metarhithron 4., 5., 6. ábra) szubsztrátmozaikjai jellegzetes fajsorrenddel jellemezhetők, mennyiségi viszonyokat is tükrözhetnek, és minden egyes mozaiktípusnál van karakterfaj is. Amint az epirhithron nagyobb köves mozaikjára jellemző a *Rhyacophila fasciata*, *Rhyacophila oblitterata* és a metarhithron hasonló mozaikjára a *Hydropsyche angustipennis*, a *Rhyacophila fasciata*, *Rhyacophila pubescens*, hasonlóképpen jellemző a kisebb köves és kavicsos mozaikra a mindkét zónában megtalálható *Odontocerum albicorne*, a *Silo pallipes*, a *Potamophylax* sp. (?), a *Sericostoma personatum*, az *Ernodes articularis*.

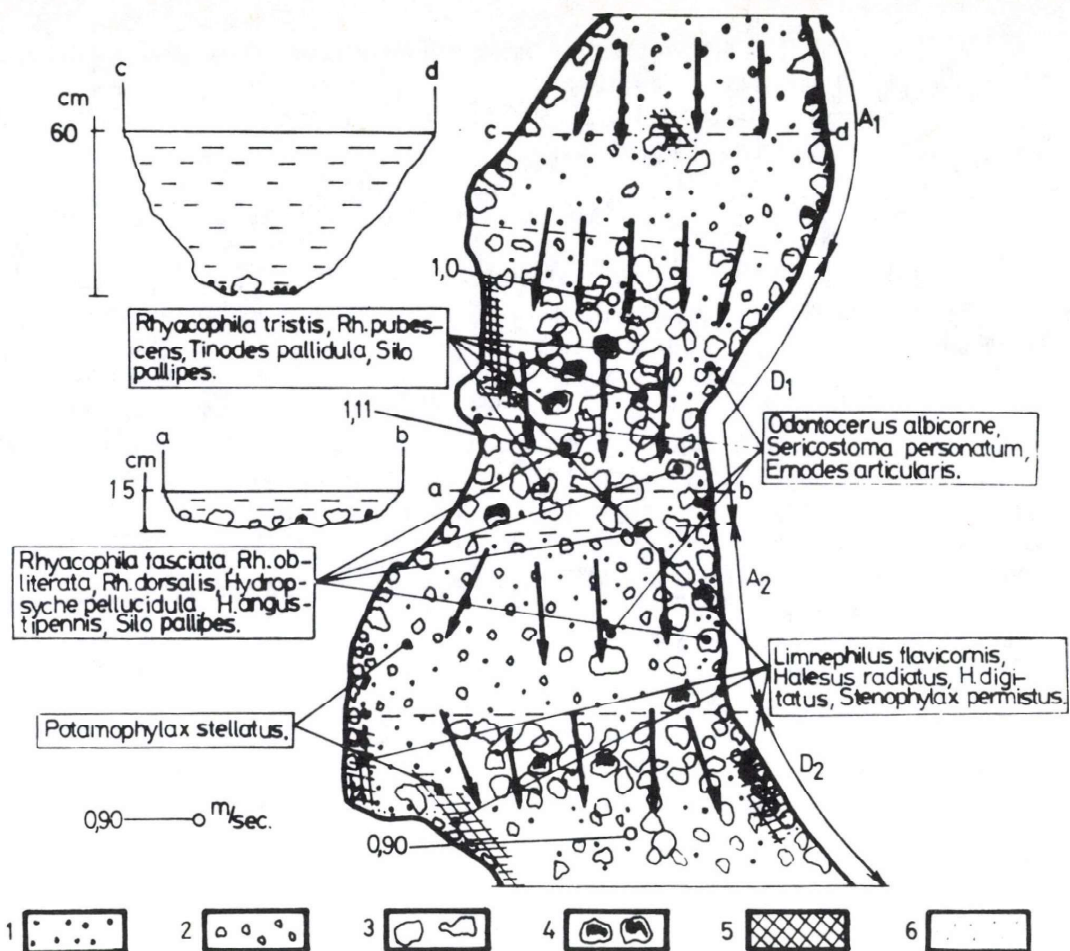


5. ábra: A Szalajka-patakszakaszról készült szelvény (a pisztrángkeltetőház mellett).

Szubsztrátmozaikok:

1. Homok, 2. Kisebb kő és kavics, 3. Nagyobb kövek,  
4. Moharéteg, 5. Detritusz, 6. Vizesés (moha és alga bevonat)





6. ábra: A Szalajka-patakszakaszból készült szelvény  
(a pisztrángtenyésztő telep felett).  
Szubsztrátmozaikok: 1. Homok, 2. Kisebb kő és kavics,  
3. Nagyobb kövek, 4. Moharéteg, 5. Detritusz, 6. Iszap

A két zóna azonos mozaikja a lárvák fajsorrendjén kívül jellegzetes fajokkal is elkülönül egymástól. A *Drusus* sp (?), a *Micropterna lateralis* csak az epirhithronban; a *Sericostoma personatum*, az *Ernodes articularis*, a *Lepidostoma hirtum* csak a metarhithronban fordul elő.

Az epirhithron homok és detritusz mozaikjában a *Halesus radiatus*, *Halesus digitatus*, *Anabolia laevis*, *Stenophylax permistus* található, a metarhithronban a *Halesus digitatus*, *Limnephilus flavicornis*, *Stenophylax permistus* a jellemző.

A moha és az algapamacsok között él a *Rhyacophila tristis*, a *Rhyacophila pubescens*, a *Tinodes pallidula*, a *Lepidostoma hirtum* és a *Polycentropus flavomaculatus*. A lazán álló moharéteg között bábozódik az *Odontocerus albicorne*, a *Sericostoma personatum*.

A vizsgálatok alapján a középhegységek területén a patakvizek trichopteralárváinak longitudinális előfordulásáról a következőket állapíthatjuk meg:

1. A forrástól lefelé haladva a metarhithron és hyporhithron felé az ökológiai tényezők pozitív változása — mint pl. a növényi eredetű szubsztrátum, a változó vízsebesség, a táplálék változatossága valamint a növekvő vízhőmérséklet — kedvezően befolyásolja a faj- és egyedszám növekedését.

2. A hasonló élőhelyeken vikariáló fajok vannak a szubsztrátmozaikban pl. *Rhyacophila fasciata* és a *Silo pallipes*.
3. Az alsó patakszakaszok lenitikus részein a faj- és egyedszámot az átfolyó tavak faunája pozitívan befolyásolják.

### *Az ökológiai niche*

Az állati szervezet környezete vagy élőhelye azokból az ökológiai tényezőkből áll, amelyek az adott helyen körülveszik. Ahhoz, hogy a szervezet egy bizonyos biotópban megéljen, morfológiailag is alkalmazkodnia kell hozzá. Ez egy bizonyos fokig – különösen az alacsonyabb rendű állatoknál – növekedésük során valósul meg, de főleg az evolúciós folyamatoktól függ. Minden egyes szervezet fiziológiailag is kell, hogy alkalmazkodjon a környezethez. A fajoknak különböző a tűrőképessége; azok a tényezők határozzák meg az élőhelyek benépesítését, amelyek legkedvezőtlenebbül hatnak rájuk. Ahhoz, hogy a szervezet hasznot húzzon morfológiai és fiziológiai alkalmazkodóképességeiből megfelelő viselkedési reakciókkal is kell rendelkeznie. Ezek az öröklött és szerzett viselkedésformák magukban hordozzák a környezeti ingerre adott válaszként a szelektív orientációt. A különböző fajok azonos élőhelyen való előfordulása összeférhető kölcsönös közösségi kapcsolatok kialakulását teszi szükségessé.

Az *ökológiai niche* tehát az a sajátos helyzet egy életközösségen és élőhelyen belül, amelyet az állat a jellegzetes strukturális és fiziológiai módosulásoknak, valamint speciális viselkedésformáknak az eredményeként foglal el. Ezek azért alakultak ki, hogy a rejtett lehetőségeket az állat jobban kihasználja. Minden fajnak megvan a sajátos niche-e. Nincs két olyan faj, amely egy területen belül hosszabb ideig pontosan ugyanazt a niche-t foglalja el. Sok faj csak azért tud egy közösségben élni, mert niche-igényük eltér (KENDEIGH, 1961).

Az ökológia egyik fő célja ezen niche-igények analízálása. A következőkben a Szalajka-patakrendszerben élő néhány jellegzetes Trichoptera lárva niche-ét hasonlítom össze.

Tényezők	Fajok		
	<i>Rhyacophila fasciata</i>	<i>Anabolia laevis</i>	<i>Rhyacophila tristis</i>
Szubsztrátmozaik	nagyobb kövek alján	aljzaton	algapamacsok és moharéteg között
Vízáramlás	rheobiont	limnophil	bryomadicol
Tegez anyaga	–	növényi	–
Légzőszerv	fonalas kopoltyúk	fonalas kopoltyúk	testfelület
Táplálék	carnivora	detritofág	carnivora
Vízsebesség m/sec	0,3–1,2	0–0,3	0,3–1,2
Oxigénigény	polyoxibiont	euryoxibiont	polyoxibiont
Ökológiai valentia	stenotop	eurytop	stenotop
Hőmérsékletigény	stenotherm	eurytherm	stenotherm

Természetesen egy mozaikot két vagy több faj is elfoglalhat egyidejűleg, pl. a nagyobb köveken, az alsó részen a *Rhyacophila fasciata* lárva carnivora, a kő oldalán a *Silo pallipes* algofág lárva élhet, ha nem lépik túl a mozaik eltartóképességét. A *Rhyacophila fasciata* és a *Silo pallipes* lárvák száma a nagyobb kövek alján vagy oldalán 2–3. Ez általában akkor fordulhat elő, ha az adott fajok populációit niche-ük egyéb tényezői korlátozzák.



Amikor a versengő fajok *Rhyacophila fasciata*, *Rhyacophila oblitterata*, *Hydropsyche angustipennis*, *Hydropsyche pellucidula* foglalják el ugyanazt a mozaikot, kölcsönösen kizárólag területi igényteliséggel léphetnek fel, ami a morfo-ökológiai jellemzők, a táplálkozás és a viselkedés hasonlóságára való reagáláson alapszik. Ez felosztja a teret és ezután csökkenti a versenyt. A kedvezőtlen ökológiai tényezők (pl. *Trichoptera* lárvák esetében az áradás) során a fajok csak ritkán telítik a teret, a mozaikokat. A verseny csak akkor alakul ki, ha az élőhelyeik telítődnek.

A *kompetíció* lehet direkt vagy indirekt. *Direkt* akkor, ha aktív ellentét, harc, küzdelem folyik az egyedek között; *indirekt*, ha egy egyed vagy faj kisajátítja a készletet vagy olyan élőhelyet biztosít, amely nem kedvez más hasonló igényű szervezeteknek.

Az *intraspecifikus kompetíció* rendszerint az azonos faj egyedei között alakul ki, mivel azonos a táplálék-, társ- stb. igényük és mivel morfológiai, funkcionális és viselkedési alkalmazkodásuk majdnem azonos. Az *interspecifikus kompetíció* akkor fordul elő, ha a különböző fajoknak legalább néhány anyag- és feltételigénye közös. A kompetíció szigorúsága attól függ, hogy a különböző egyedek igényei milyen mértékben hasonlatosak vagy esnek egybe, illetve, hogy milyen nagy az élőhelyhiány. Általában minél eltérőbbek a szervezetek, annál kevésbé intenzív a versengés.

## THE INTERPRETATION OF THE MOSAIC-PATTERN PRINCIPLE OF THE ASSOCIATIONS IN STREAMS AND THE ECOLOGICAL NICHE

by OTTÓ KISS

The mosaic-pattern principle helps in studying the limnological zones of the streams. Applying this principle the structure of the various zones can be studied thoroughly. The essence of the mosaic-pattern theory is verified by the results of the research work carried out by the author in the stream system Szalajka in the Bükk Mts., North-Central Hungary. The distribution into mosaics is always, accompanied by niche-segregation; and that demonstrates the competitive character of mosaic development. Mosaics are such kinds of elementary communities (VARGA, 1966) in which both the static elements and the dynamic ones of the association can be examined in a dialectical unity. The organisation into an association takes place both on a lower level (elementary community) when the competitive groups of the similar niche populations are formed and on a higher, ecosystem level when the different reaches of the stream have their own characteristic group of species and cycle of food circulation. Each species has its own particular niche. One of the mosaics can be occupied by two or more species (*Rhyacophila fasciata*, *Silo pallipes*) simultaneously if they are not too many in comparison with the maintaining capacity of the mosaic. When competitive species occupy the same mosaic, they may set up mutually exclusive territorial relations, based on responses to similarity of morphoecological characteristics and food requirements as well as behaviour, and that leads to the division of the space. Severity of competition depends both on the similarity in needs of the different individuals of species and the extent of the lack of habitat. Competition promotes niche segregation.

## IRODALOM

- AMBÜHL, A. 1959.: Die Bedeutung der Strömung als ökologischer Faktor. – Schweiz, Z. Hydrol. 21., p. 133–264.
- BADCOCK, R. M. 1953: Comparative Studies in the Populations of Streams. Rep. Inst. Freshwater Res Drottningholm. 35., p. 38–50.
- BERG, K. 1948.: Biological Studies on the River Susaa. – Fol. Limnol. Scand. 4.
- BOTOSANEANU, L. 1959: Recherches sur les trichopteres du massif de Retezat et des Monts du Banat.-Bibl. Biol. Animala Bucarest. 1.

- GOLÜSKINA, R. A. 1962: Die Trichopterenfauna des Angara. — Fluszes (russisch) Zool. Zhurn. 41., p. 1646–58.
- HICKIN, N. E. 1967: Caddis Larvae of the British Trichoptera. — London. p. 5–220.
- ILLIES, J. 1955: Der biologische Aspekt der limnologischen Fließwassertypisierung. — Arch. Hydrobiol. Suppl. 22. p. 337–346. 1962: Die Bedeutung der Strömung für die Biozönose in Rhithron und Potamon. Schweiz Z. Hydrol. 24. p. 433–435.
- ILLIES, J. et BOTOSANEANU, L. 1963: Problemes et methodes de la classification et de la zonation ecologique des eaux courantes, considerées sur tout du point de vue faunistique. — Mitt. int. Ver. Limnol. 12., p. 1–57.
- KAMLER, E. and RIEDEL, W. 1960: A Method for Quantitative Study of the Bottom Fauna of Tatra Streams. — Pols. Arch. Hydrol. 8., p. 95–105.
- KENDEIGH, CH. 1961.: Animal Ecology, London. Prentice Hall. X.
- KISS, O. 1977: Trichoptera ökológiai vizsgálatok jellegzetes Bükk-hegységi forrás- és patakvizekben (Szalajka, — Disznóskút, — Sebesvíz). Doktori értekezés. Debrecen.
- LEPNYEVA, S. G. 1949: Über die Frage der Klassifikation der Fluszwasser-trichopteren (russisch). — Ent. Obozr. 30., p. 253–56.
- MACAN, T. T. 1958: Methods of Sampling the Bottom Fauna in Stony Streams. — Int. Assoc. of Theoretical and Applied Limnology, C. 8.
- MARLIER, G. 1951: La biologie d'un ruisseau de Plaine. — Mem. Inst. Sc. nat. Belg. 114. p. 1–98.
- MARTYNOV, A. 1939: Ökologische Voraussetzungen für die Zoogeographie der benthonischen Süßwassertiere (russisch) — Russk. Zool. Zhurn. 9. p. 3–38.
- NIELSEN, A. 1950: Is Dorsoventral Flattening of the Body an Adaptation to Torrential Life? — Ver. Int. Verein. Limnol. 11. p. 264–267.
- OLÁH, J. 1967: Untersuchungen über die Trichopteren eines bachsystems der Karpaten. — Acta Biologica Debrecina, 5. p. 71–91.
- PHILIPSON, G. N. 1954: The Effect of Water Flow and Oxygen Concentration on Six Species of Caddisfly (Trichoptera) Larvae. — Proc. Zool. Soc. Lond. 124. p. 547–564.
- ROSS, H. H. 1956: Evolution and Classification of the Mountain Caddisflies. — Urbana. p. 1–213.
- STEINMANN, H. 1970: Tegzesek — Trichopterák. Fauna Hungariae. XV. 1–351.
- SZABÓ J. és mtsai 1971: Hidroökológiai vizsgálatok a Bükk és a Zempléni-hegység vizeiben. II. Acta Biol. Debr. 9. p. 187–195.
- THIENEMANN, A. 1950: Verbreitungsgeschichte der Süßwassertierwelt Europas. — Die Biennengewässer, 18. Stuttgart. p. 1–809.
- TÓTH, J. 1962: Az áramlástan egyes kérdéseinek ökológiai vonatkozásai. — Hidrológiai Közlöny 1. p. 76–78.
- ÚJHELYI, S. 1974: Adatok a Bükk és a Mátra-hegység tegzesfaunájához. — Fol. Hist. Mus. Matr. 2. p. 99–115.
- VARGA, Z. 1966: A biológiai szerveződési szintek dialektikájának néhány alapvonása. Magyar Filozófiai Szemle, 5. p. 719–736.